UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Comportamento de nidificação de *Podium denticulatum*
F. Smith, 1856 (Hymenoptera, Sphecidae) em ninhos-armadilha.**

Favi Ribeiro

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2006

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Comportamento de nidificação de *Podium denticulatum*
F. Smith, 1856 (Hymenoptera, Sphecidae) em ninhos-armadilha.**

Favi Ribeiro

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2006

Ribeiro, Favi

Comportamento de nidificação de *Podium denticulatum* Smith, 1956 (Hymenoptera, Sphecidae) em ninhos-armadilha. Ribeirão Preto, 2006.

72 p. : il. ; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP – Área de concentração: Entomologia.

Orientador: Garófalo, Carlos Alberto

1. *Podium*. 2. Sphecidae. 3. Ninho-armadilha. 4. Nidificação.

"Um trabalho que temos a graça e oportunidade de fazer é nossa realização. Dedicar a alguém é demonstrar, reconhecer que eles também ajudaram de algum modo".

(Livro: Violetas na Janela)

Dedico este trabalho aos meus pais, Wander e Fátima, e ao meu amor, Rogério, por tudo que fizeram, fazem e que ainda irão fazer por mim. Vocês são os maiores amores da minha vida!

AGRADECIMENTOS

Para as pessoas que me apoiaram e que, de alguma maneira, contribuíram para a realização deste trabalho, meus sinceros agradecimentos:

Ao Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo, meu orientador, mestre e amigo, pela oportunidade, confiança e incentivo, demonstrando sempre muita paciência, bom humor e dedicação. Obrigada por tudo!

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de Mestrado.

Ao Prof. Dr. Evandro Camillo e ao José Carlos Serrano, técnico do Departamento de Biologia da FFCLRP/USP, pela ajuda, sugestões e amizade.

À Renata Andrade Cavallari, secretária do Programa de Pós-Graduação, pelas inúmeras ajudas burocráticas, informações úteis e atenção sempre que precisei, mesmo nos momentos de sufoco.

A todos os Professores, funcionários, técnicos e secretárias do Departamento de Biologia da FFCLRP/USP que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

Aos amigos e colegas de Pós-Graduação, pelo convívio, amizade e pela importância que cada um teve nessa etapa da minha vida, em especial à Luanda, que demonstrou sempre tanta amizade.

À minha amiga Renata (xuu), pela convivência, pelos momentos de descontração, companheirismo e sobretudo pela amizade sincera. Obrigada por fazer da minha vida em Ribeirão uma fase mais tranquila e feliz e por preencher o vazio e a solidão que às vezes senti. Agradeço também ao Emerson, pela paciência e amizade. Boa sorte pra vocês!

À Natália, minha irmãzinha do coração, que por obra do destino se tornou uma pessoa tão especial na minha vida e demonstrou sempre tanto carinho.

Às grandes amigas e companheiras de Uberlândia, que mesmo distantes sempre me apoiaram e estiveram ao meu lado nos bons e maus momentos. Alcinete, Ana Cecília, Carol, Isabela, Juliana, Maria Cláudia, Mariane, Nádia, Pollyana (e Luíza, claro!), Priscila e Sarah, e também seus

respectivos maridos, obrigada por nunca deixarem de estar presentes, mesmo que em pensamento.

Aos meus sogros queridos, Eneida e Delcides, pelo carinho, apoio e paciência, e meus cunhados, Enéas, Ju e Camila, por estarem sempre acrescentando coisas boas à minha vida e por me ajudarem sempre que precisei.

Aos meus familiares, em especial minha vó Iraídes que eu amo tanto, pelo incentivo em todos os momentos, mesmo sem entender exatamente o meu trabalho. Obrigada aos meus tios e primos (e afilhados) por compreenderem minha ausência, apesar da saudade.

Ao meu irmão Bian, pelo apoio, pelas longas conversas ao telefone e, principalmente por se orgulhar de mim; à minha cunhada Fabrícia, pelo incentivo, paciência e pela tranquilidade que passa para todos nós; e à minha irmã Rose, pela amizade e por estar sempre disposta a ajudar.

Aos meus pais, Wander e Fátima, por tornarem a minha vida muito mais fácil e feliz. Agradeço muito e todos os dias pelo carinho, dedicação, amor e apoio incondicional nos momentos mais difíceis, e por estarem sempre presentes. Amo vocês...

Ao amor da minha vida, Rogério, pela amizade, companheirismo e principalmente por todo amor. Obrigada por estar sempre ao meu lado, me incentivando e apoiando em todas as difíceis decisões da minha vida e por compartilhar comigo a saudade que temos que enfrentar nesse caminho que estamos trilhando juntos... Eu te amo muito!!!

E, finalmente, a Deus...

Índice

Resumo

Abstract

1	INTRODUÇÃO	1
2	OBJETIVOS	8
3	MATERIAL E MÉTODOS	10
3.1	111 Área de estudo	11
3.2	Clima	12
3.3	Ninhos-armadilha	14
3.4	Metodologia Geral	14
3.5	Atividades de nidificação	16
3.6	Tempo de desenvolvimento dos indivíduos e razão sexual	16
3.7	Arquitetura dos ninhos	18
3.8	Causas de mortalidade e inimigos naturais	18
3.9	Abundância sazonal	18
3.10	Análise estatística	19
4	RESULTADOS	20
4.1	Atividades de nidificação	21
4.2	Tempo de desenvolvimento e número de gerações por ano	32
4.3	Razão sexual e arranjo dos sexos	36
4.4	Arquitetura dos ninhos	37
4.5	Causas de mortalidade e inimigos naturais	46
4.6	Abundância Sazonal	48
5	DISCUSSÃO	50
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64

Índice de Tabelas

Tabela 1	Dados climáticos de Ribeirão Preto no período de setembro de 2003 a setembro de 2005, de acordo com o Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas - CIIAGRO	13
Tabela 2	Tempo (em dias) necessário para o provisionamento, oviposição e operculação de uma célula de cria de <i>Podium denticulatum</i>	27
Tabela 3	Tempo (em dias) necessário para a construção de um ninho de <i>Podium denticulatum</i> , de acordo com o número de células presentes.	32
Tabela 4	Duração (em dias) do período entre a oviposição e a emergência de fêmeas e machos de <i>Podium denticulatum</i> , durante o período de setembro de 2003 a setembro de 2005.	34
Tabela 5	Porcentagem de fêmeas e machos produzidos de <i>Podium denticulatum</i> em cada célula, de acordo com as suas posições nos ninhos*.	36
Tabela 6	Número de células de cria e comprimento (em cm) dos ninhos-armadilha utilizados por fêmeas de <i>Podium denticulatum</i> relacionado com o espaço efetivamente ocupado pelos ninhos.	39
Tabela 7	Número e porcentagem de fêmeas e machos emergidos, de imaturos mortos e de parasitismo a partir de 174 células de cria, provenientes de 64 ninhos de <i>Podium denticulatum</i>	47

Índice de Figuras

Figura 1	Relações filogenéticas do gênero <i>Podium</i> , segundo Ohl (1996).....	6
Figura 2	Foto do local de estudo, área próxima ao laboratório de Ecologia do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras e Ribeirão Preto - USP. A figura mostra o tipo de vegetação local, com diversas espécies de plantas introduzidas.....	12
Figura 3	Ninhos-armadilha dispostos sobre prateleiras no local de estudo. (A) Refere-se ao "rancho A" e (B) ao "rancho B". Em destaque, os ninhos-armadilhas utilizados para atrair fêmeas de <i>Podium denticulatum</i>	15
Figura 4	Fêmea de <i>Podium denticulatum</i> com sua presa na entrada do ninho-armadilha.....	22
Figura 5	Ninho de <i>Podium denticulatum</i> com as presas posicionadas nas células. Em detalhe, as presas posicionadas com a cabeça voltada para o fundo da célula, com a parte ventral para cima.....	22
Figura 6	Frequência e duração (em segundos) dos vôos realizados por fêmeas de <i>Podium denticulatum</i> para captura de presas.....	23
Figura 7	Frequência e duração (em segundos) do tempo de permanência no ninho durante o processo de deposição das presas na célula pela fêmea de <i>Podium denticulatum</i>	23
Figura 8	Ovo de <i>Podium denticulatum</i> posicionado entre o primeiro par de pernas, na porção ventral da presa.....	25
Figura 9	Fêmea de <i>Podium denticulatum</i> durante o processo de coleta de material utilizado na construção das partições celulares e parede de	

fechamento do ninho. (A) Fêmea compactando o material no campo.
(B) Fêmea carregando barro compactado com as mandíbulas (a seta mostra o barro compactado).....26

Figura 10 Frequência e duração (em segundos) dos vôos realizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para coleta de barro utilizado na construção das partições celulares e paredes de fechamento do ninho.....28

Figura 11 Frequência e duração (em segundos) do tempo de permanência no ninho durante o processo de deposição do barro e operculação das partições celulares e parede de fechamento do ninho pela fêmea de *Podium denticulatum*.....28

Figura 12 Número de vôos realizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para coleta de barro utilizado na construção das partições celulares e parede de fechamento do ninho.....29

Figura 13 Ninho de *Podium denticulatum* mostrando o (A) formato da partição celular e/ou parede de fechamento do ninho e (B) ninho-armadilha, mostrando a parede de fechamento do ninho revestida com resina de origem desconhecida.....30

Figura 14 Frequência e duração (em segundos) dos vôos realizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para coleta de resina e outros materiais...30

Figura 15 Frequência e duração (em segundos) do tempo de permanência no ninho pela fêmea de *Podium denticulatum* durante a deposição de resina e outros materiais.....31

Figura 16 Relação entre meses de nidificação, emergências e período de diapausa nas seis gerações observadas em *Podium denticulatum*....35

Figura 17	Relação entre frequência de ocupação e comprimento (cm) dos ninhos-armadilha utilizados por fêmeas de <i>Podium denticulatum</i> para nidificação.....	37
Figura 18	Relação entre a frequência de ocupação e o diâmetro (cm) dos ninhos-armadilha utilizados por fêmeas de <i>Podium denticulatum</i> para nidificação.....	38
Figura 19	Relação entre frequência e espaço (cm) efetivamente ocupado pelos ninhos de <i>Podium denticulatum</i> no interior dos ninhos-armadilha...	38
Figura 20	Distribuição da frequência do número de células por ninho de <i>Podium denticulatum</i>	40
Figura 21	Relação entre frequência e comprimento das células de cria que originaram machos e fêmeas em <i>Podium denticulatum</i>	41
Figura 22	Relação entre frequência e espessura da borda (cm) das partições celulares e paredes de fechamento dos ninhos de <i>Podium denticulatum</i>	42
Figura 23	Relação entre frequência e espessura (cm) do centro das partições celulares e paredes de fechamento dos ninhos de <i>Podium denticulatum</i>	42
Figura 24	Relação entre frequência e comprimento (cm) das células vestibulares construídas em 32 ninhos de <i>Podium denticulatum</i>	43
Figura 25	Ninho de <i>Podium denticulatum</i> com destaque ao casulo de coloração castanho-médio, fusiforme, com extremidade afilada voltada para a entrada do ninho. Nota-se a presença de uma célula vestibular.....	44
Figura 26	Relação entre a frequência do comprimento (cm) dos casulos de onde emergiram machos e fêmeas de <i>Podium denticulatum</i>	45

Figura 27	Relação entre frequência e largura máxima (cm) dos casulos de onde emergiram machos e fêmeas de <i>Podium denticulatum</i>	45
Figura 28	Número de células de cria construídas, mensalmente, por fêmeas de <i>Podium denticulatum</i> relacionado com temperatura média mensal e a precipitação total mensal, durante o período de setembro de 2003 a setembro de 2005.....	49

RESUMO

Podium denticulatum é uma espécie de vespa solitária que pertence ao gênero *Podium*, família Sphecidae, sendo encontrada desde o México o Brasil. As fêmeas desse gênero são caçadoras, capturam e aprovisionam o ninho com baratas paralisadas. As espécies de *Podium* nidificam em cavidades preexistentes, como ninhos abandonados de outras espécies de vespas, cavidades em troncos e em ninhos-armadilha (NA). O principal objetivo do presente trabalho foi estudar os aspectos comportamentais das atividades realizadas pelas fêmeas de *P.denticulatum* no processo de nidificação, e a obtenção de dados do tempo de desenvolvimento, número de gerações por ano e novas informações sobre a biologia e fenologia da espécie, permitindo uma análise comparativa com aquelas reportadas por outros autores. O estudo foi realizado no Campus da USP de Ribeirão Preto, SP, onde o clima é tropical quente e úmido. Foram utilizados NA que consistiram de gomos de bambus, fechados em uma das extremidades pelo nó, com comprimentos e diâmetros variados. Esses NA foram inspecionados, frequentemente, de setembro de 2003 a setembro de 2005, para constatação de fêmeas trabalhando e coleta de dados. Com isso, pôde-se constatar que as fêmeas exibem comportamento de inspeção e escolha dos NA antes de começar a captura de presas, as quais são representantes da família Blattellidae. Os ovos são colocados entre o primeiro par de pernas da presa e o desenvolvimento total, ou seja, do ovo até o adulto, foi maior nas fêmeas que nos machos. Uma característica importante observada neste estudo é que as fêmeas fecham a célula ao final do dia caso não tenham completado o aprovisionamento, retornado no dia seguinte. Esse comportamento pode ser interpretado como uma forma de proteção ao alimento larval ou ovo. O material utilizado para fechar as células e o ninho consiste de barro coletado no campo. A parede de fechamento pode ser revestida com uma resina de origem desconhecida. A fêmea pode terminar o aprovisionamento de uma célula em até cinco dias; na conclusão do ninho, ela pode demorar até nove dias, e esse tempo está relacionado à fatores externos. Foram observadas 6 gerações e um período de diapausa e a razão sexual não diferiu significativamente da proporção de 1:1. As fêmeas foram produzidas preferencialmente nas primeiras células de cria, que são dispostas em série linear. Cada ninho continha de 1 a 6 células de cria e, em 43,8% dos ninhos a fêmea construiu uma célula vestibular. Foram encontradas ainda ninhos com célula intercalar e célula vazia de fundo. As paredes de fechamento do ninho foram significativamente mais espessas do que as partições celulares. Os casulos eram de coloração castanho-médio, fusiformes, flexíveis, lisos e mais ou menos brilhantes. Foram encontrados parasitóides da família Chrysididae e Eulophidae (Hymenoptera) e Tachinidae (Díptera) atacando ninhos de *P. denticulatum*. As atividades de nidificação das fêmeas só foram observadas no período quente e chuvoso.

ABSTRACT

Podium denticulatum it is a solitary wasp specie which belongs to the *Podium* class, Sphecidae, found from Mexico to Brazil. The females from this class are hunters, they catch and provide the nest with paralyzed cockroaches that are feed for their lavas. *Podium* species nesting in preexisting cavities, such as abandoned nests from other species, stem cavities and in nest traps. The major objective in this work it was to study the behavior aspects in detail from the *P. denticulatum* females, during the nesting process, besides the developing time, generation numbers by year and new information from the biology and phenology from the specie, allowing a comparative analysis from other authors. The study was done at the University of Sao Paulo, Ribeirao Preto Campus, where the weather is tropical, hot and humid showing two seasons will defined. Using trap-nests that were bamboo, tied in one end with a diversity of length and diameters. These trap-nests were inspected frequently, from September 2003 to September 2005, to assure that the females were working and to collect data. With this it was observed that the females show an inspection behavior to choose the nest-traps before the prey capture which are from the Blattellidae family. The eggs are placed between the first pair of legs from the prey and the whole development, from egg to adult, it was bigger among the females than the males. An important characteristic observed in this study is that the females close the cell at the end of the day if they didn't complete the provision, returning next day. This behavior can be understood as a way to protect the lava feed or the egg. The material used to close the nest is mud collected in the country, which is casted by the female. The closing wall can be coated with a unknown resin. The female can finish the provision from one cell in a day or take up to five days, at the nest conclusion it can take up to nine days, and this time is related to outside factors. It was observed six generations and a period of day pause to the studied specie. The sexual cause wasn't significantly different from the 1:1 proportion and the females were produced on the first brood cell. The cells are placed on a lineal series and the length and diameter in the trap-nests were diversified. Each nest had from one to six brood cell and in 43,8% of the nests the female built a vestibular cell. It was found nests with intercalary cells and empty space. The nest closing walls were significantly thicker than the cell division, fusiforme, flexible, plain and more less shiny. It was found parasitoids from the Chrysididae and Eulophidae (Hymenoptera) and Tachinidae (Diptera) attacking *P. denticulatum* nests. The nesting activities from the females were only observed at the hot and rainy days.

1 INTRODUÇÃO

A família Sphecidae, formada por dez subfamílias (Menke & Fernández, 1996), pertence a ordem Hymenoptera e constitui um grupo extremamente diverso de vespas predadoras, que exibem uma grande variação de formas e de hábitos (Amarante, 1999). A maioria dos Sphecidae adota uma estratégia reprodutiva em que os investimentos parentais, na forma de construção e aprovisionamento de um ninho em uma prole pouco numerosa, são consideráveis, garantindo o desenvolvimento e a sobrevivência de cada indivíduo da fase de ovo até a vida adulta (Melo, 2000; Amarante, 1999). A maioria das espécies é solitária, porém comportamentos pré-sociais de origem presumidamente independente são exibidos por várias espécies (Bohart & Menke, 1976).

Os Sphecidae possuem hábitos diversos de nidificação, desde escavação de ninhos no solo à construção de ninhos aéreos com a utilização de barro ou com fibras vegetais (Peruquetti & Del Lama, 2003; Hook, 2004; Starr, 2004). Um dos substratos mais utilizados é madeira, com os ninhos podendo ser construídos em tocos, troncos, galhos ou ramos de árvores (Menke & Fernández, 1996). Algumas espécies possuem o hábito de nidificar em cavidades preexistentes (Krombein, 1967). Essas cavidades podem ser o interior da medula de plantas, orifícios existentes em árvores, galerias feitas em madeira por besouros ou por outros insetos, em gomos de bambu, em orifícios existentes em paredes de construções de alvenaria, em ninhos abandonados de outras espécies, entre outros (Bertoni, 1918; Evans, 1966; Krombein, 1967; Danks, 1970; Jayasingh & Freeman, 1980; Cowan, 1981; Gess & Gess, 1982). A sobrevivência da prole é assegurada pela construção destes

ninhos abastecidos com presas, onde o desenvolvimento larval pode ocorrer sujeito a uma menor taxa de predação ou parasitismo (Amarante, 1999).

A característica comportamental de nidificar em cavidades preexistentes tem facilitado o estudo daquelas espécies solitárias, pois as fêmeas são atraídas à nidificarem em espaços tubulares preparados pelo homem, os chamados ninhos-armadilha. Essa metodologia permite a obtenção de informações sobre diversidade e abundância de espécies nidificantes em cavidades preexistentes, assim como sobre o comportamento de nidificação, os materiais de construção utilizados, arquitetura dos ninhos, recursos fornecidos para as larvas, períodos de nidificação, preferências por habitat e biologia das espécies parasitas (Medler, 1965; Krombein, 1967, 1970; Mattheus & Mattheus, 1968; Barber & Mattheus, 1979; Coville & Coville, 1980; Coville, 1981; Frickie, 1991; Garcia & Adis, 1993; Gathmann et al., 1994; Garcia & Adis, 1995; Camillo et al., 1996; Camillo & Brecovit, 1999; Borges & Blocktein, 2001; Soares et al., 2001; Gazola, 2003).

O comportamento de nidificação é extremamente diversificado entre os Sphecidae, variando quanto à forma e aos detalhes da construção, à seqüência das etapas de construção, caça, aprovisionamento e quanto ao momento da oviposição. O aprovisionamento das células em ninhos das vespas desta família é feito com aranhas ou insetos paralisados e, entre os insetos utilizados como presas estão incluídos aqueles das ordens Collembola, Heteroptera, Thysanoptera, Psocoptera, Orthoptera, Blattaria, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera e Hymenoptera (Bohart & Menke, 1976; Menke & Fernández, 1996; Amarante, 1999). As fêmeas são caracteristicamente caçadoras, capturando e paralisando os insetos ou aranhas que são fornecidos

como alimento às suas larvas. A maioria das espécies especializa-se na predação de indivíduos de uma determinada família ou subfamília, podendo algumas espécies se restringir à captura de membros de determinados gêneros ou mesmo espécies de presas (Amarante, 1999). A tendência exibida por grande parte das espécies na especialização da predação em grupos mais restritos de presas pode indicar que essas vespas funcionam como importantes reguladores populacionais de insetos fitófagos (LaSalle & Gauld, 1993; Amarante, 1999). Além disso, a participação de himenópteros parasitóides e predadores na regulação de populações de seus hospedeiros ou presas tem sido avaliada como de grande importância. Estima-se que, entre as diferentes ordens de insetos, a Hymenoptera seja responsável por mais da metade da predação de outros insetos (Schoenly, 1990). Todas essas características sugerem que estas vespas são importantes componentes de diversos ecossistemas, interagindo com uma grande variedade de outros insetos.

Segundo Hanson & Menke (1995), existem aproximadamente 8.000 espécies conhecidas de Sphecidae, com a Região Neotropical contendo cerca de 1.600 delas, distribuídas por sete subfamílias: Ampulicinae, Sphecinae, Pemphredoninae, Astatinae, Cambroninae, Nyssoninae e Philanthinae (Menke & Fernández, 1996). Dentro dessas subfamílias existem 141 gêneros, dos quais 117 ocorrem na América do Sul e 92 no Brasil. Amarante (1999) estima para o estado de São Paulo de 700 a 1.500 espécies existentes. Contudo, atualmente, o número de espécies conhecidas neste estado não ultrapassa 400, uma indicação do pouco que se tem feito em tal área. Similarmente, o conhecimento etológico até então existente sobre essas espécies deixa muito a desejar.

A subfamília Sphecinae possui 14 gêneros, com 159 espécies descritas (Menke & Fernández, 1996). Entre estes gêneros encontra-se *Podium* Fabricius, 1804. As fêmeas de *Podium* são caçadoras, capturam e paralisam baratas (Ordem: Blattaria) que são fornecidas como alimento às suas larvas (Bohart & Menke, 1976; Genaro, 1994; Camillo et al., 1996). As espécies de *Podium* nidificam em cavidades preexistentes, tais como ninhos abandonados de outras espécies de vespas (Rau, 1937; Genaro, 1994; Camillo, 2001), cavidades em tronco de árvore morta (Krombein, 1964) e em ninhos-armadilha (Krombein, 1967, 1970; Camillo et al., 1996; Assis & Camillo, 1997; Morato, 2001, Gazola, 2003).

Bohart & Menke (1976) reconheceram três grupos de espécies no gênero *Podium*: os grupos *rufipes*, *agile*, ambos com quatro espécies cada um, e o grupo *fumigatum*, com doze espécies descritas. Ohl (1996), contudo, descreveu uma nova espécie, *Podium eurycephalum*, separando-a dos demais grupos; segundo aquele autor, *P. eurycephalum* é o táxon irmão dos grupos *agile* + *rufipes* e esses três grupos juntos formam o grupo irmão do grupo *fumigatum* (Fig. 1).

Figura 1 Relações filogenéticas do gênero *Podium*, segundo Ohl (1996).

Além das informações sobre os locais e hábitos de nidificação de *Podium rufipes* Fabricius, 1804 (Rau, 1937; Krombein, 1958, 1967, 1970; Morato, 2001; Gazola, 2003), *Podium luctuosum* F. Smith, 1856 (Krombein, 1964, 1967), *Podium fulvipes* Cresson, 1865 (Genaro, 1994), *Podium sexdentatum* Taschenberg, 1869 (Morato, 2001) e *Podium denticulatum* F. Smith, 1856 (Camillo et al., 1996; Assis & Camillo, 1997; Gazola, 2003), as demais informações disponíveis se restringem aos materiais utilizados na construção dos ninhos (*P. rufipes*, *P. luctuosum*, *P. denticulatum*), número e tamanho de células por ninho (*P. rufipes*, *P. luctuosum*, *P. denticulatum*), número de presas em cada célula e identificação de uma amostra de presas (*P. rufipes*, *P. fulvipes*, *P. denticulatum*), tamanho dos casulos (*P. rufipes*, *P.*

fulvipes, *P. denticulatum*), tamanho dos adultos (*P. denticulatum*), inimigos naturais (*P. rufipes*, *P. denticulatum*) e épocas de nidificação (*P. denticulatum*). Recentemente, Buys et al. (2004) descreveram os estádios imaturos de *P. denticulatum*, *Podium fumigatum* Perty, 1833 e *Podium aureosericeum* Kohl, 1902.

Podium denticulatum é uma espécie que pertence ao grupo *fumigatum* e é encontrada desde o México até o Brasil (Bohart & Menke, 1976). Embora várias informações sobre sua biologia tenham sido reportadas por Camillo et al. (1996) e Assis & Camillo (1997), semelhante ao que ocorre em relação às outras espécies do gênero, nenhum estudo a respeito do comportamento de nidificação foi até o momento realizado.

É importante ressaltar que o conhecimento das espécies solitárias é muito escasso e significativamente menor em relação àquele das espécies ditas sociais. Essa ausência de conhecimentos é resultante do fato de suas populações serem, na maioria das vezes, escassas ou muito dispersas e também pela dificuldade de se localizar seus sítios de nidificação (Danks, 1971; Jayasingh & Freeman, 1980). Contudo, sendo tão importantes quanto as espécies ditas sociais em seus papéis funcionais dentro dos ecossistemas, é necessário que um maior esforço no sentido de conhecê-las, sob os mais variados aspectos biológicos e comportamentais, seja realizado.

2 OBJETIVOS

O presente trabalho foi desenvolvido tendo como objetivo principal o estudo detalhado das atividades realizadas pelas fêmeas de *P. denticulatum* durante o processo de nidificação. Para alcançar aquele objetivo, dados quantitativos e qualitativos dos seguintes aspectos comportamentais foram obtidos: horários de início e término das atividades diárias, escolha do local de nidificação, duração dos vôos para a coleta de presas e o número delas para o provisionamento de cada célula, processo de oviposição, número e duração dos vôos para a coleta de material utilizado na construção das estruturas do ninho (partições celulares e parede de fechamento do ninho), comportamentos de deposição e manipulação do material utilizado na construção das estruturas do ninho e o tempo necessário para o provisionamento de cada célula e ninho.

Além das informações sobre as atividades envolvidas no processo de nidificação, a obtenção de dados sobre o tempo de desenvolvimento, da oviposição até a emergência, de machos e fêmeas, e o número de gerações por ano proporcionaram novas informações sobre a biologia da espécie. Como consequência das observações realizadas para alcançar os objetivos propostos, os dados sobre fenologia, arquitetura dos ninhos, razão sexual, arranjo dos sexos no interior dos ninhos-armadilha, as causas de mortalidade dos imaturos e suas frequências, bem como os inimigos naturais da espécie, não só reforçam as informações já disponíveis na literatura como permitem uma análise comparativa com aquelas reportadas por outros autores.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no Campus da Universidade de São Paulo, situado no município de Ribeirão Preto, SP, entre as coordenadas 21° 05' - 21° 15' latitude sul e 47° 50' - 47° 55' longitude oeste. O relevo apresenta altitudes que variam de 530 a 675 m, em uma área de, aproximadamente, 573 ha.

O solo é caracterizado como latossolo roxo eutrófico, com textura argilosa ou muito argilosa. A vegetação original era formada pela mata tropical subcaducifólia, mas a região foi inicialmente desmatada, em seguida explorada pelas atividades desenvolvidas nela, como a agricultura, representada pela lavoura cafeeira e cana-de-açúcar; depois, por edificações (Oliveira & Prado, 1987). Atualmente, predominam a vegetação rasteira, principalmente gramíneas, ervas e arbustos. Em algumas áreas do campus foram feitos reflorestamentos com exemplares de espécies brasileiras e exóticas de diversas procedências (Corrêa-Franco, 1995). Próximo ao local de estudo predominam algumas espécies de árvores frutíferas, tais como bananeira (*Musa* sp.), goiabeira (*Psidium guajava*), mangueira (*Mangifera indica*), laranjeira (*Citrus aurantium*), limoeiro (*Citrus limon*), entre outras, além de várias outras plantas introduzidas, como representantes das famílias Bromeliaceae e Orquidaceae (Fig. 2).

Figura 2 Foto do local de estudo, área próxima ao laboratório de Ecologia do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras e Ribeirão Preto - USP. A figura mostra o tipo de vegetação local, com diversas espécies de plantas introduzidas.

3.2 Clima

O clima de Ribeirão Preto, de acordo com o Sistema Internacional de Köeppen (1948), é Aw (tropical quente úmido), caracterizando-se por apresentar duas estações climáticas bem definidas: uma estação quente e chuvosa, estendendo-se de setembro a abril, com a temperatura média mensal variando de 23° a 25,4° C e precipitação de 26 a 336,7 mm; e uma estação fria e seca, estendendo-se de maio a agosto, com temperatura média mensal variando de 18,9° a 21,8° C e precipitação de 0 a 97,2 mm. Os dados climáticos do período em que o estudo foi realizado, de setembro de 2003 a

setembro de 2005, foram fornecidos pelo Centro Integrado de Informações Agrometereológicas - CIIAGRO (Tabela 1).

Tabela 1 Dados climáticos de Ribeirão Preto no período de setembro de 2003 a setembro de 2005, de acordo com o Centro Integrado de Informações Agrometereológicas - CIIAGRO.

Período (Mês)	Temperatura Máxima	Temperatura Mínima	Temperatura Média	Precipitação
	(° C)			(mm)
2003				
Setembro	37,8	9,9	23,6	21,1
Outubro	36,1	11,9	24,4	59,2
Novembro	35,4	11,8	23,9	162,6
Dezembro	34,4	17,1	24,9	186,4
2004				
Janeiro	31,7	17	24,3	349,9
Fevereiro	32,3	16,3	24,1	412
Março	32,6	13,5	23,9	83,9
Abril	31,5	11,8	23,7	175,4
Maio	31,2	7,6	19,4	104,7
Junho	27,6	7,6	19,2	48,5
Julho	28,5	7,7	18,9	35,3
Agosto	33,3	7,8	21,2	0
Setembro	36,9	15,5	25,8	5,3
Outubro	35,8	10,6	22,9	113,6
Novembro	33,5	14	24,2	116,7
Dezembro	32,8	14,4	24,2	406,9
2005				
Janeiro	32,3	18,1	24,5	417,3
Fevereiro	35,3	15,9	24,7	50,2
Março	33,8	16,2	24,9	136,1
Abril	32,7	14	24,4	30,4
Maio	31,8	11,1	21,4	112
Junho	28,7	11,2	20,6	39,9
Julho	30,4	9,3	18,9	51,9
Agosto	34,1	6,6	22,1	0
Setembro	33,3	10,9	22,8	12

3.3 Ninhos-armadilha

Os ninhos-armadilha (NA) utilizados neste estudo consistiram de gomos de bambus, fechados em uma das extremidades pelo próprio septo nodal, com comprimentos e diâmetros variados. Estes bambus foram agrupados em conjunto de 08-15 unidades e amarrados com tiras de borracha (Fig. 3). Os NA foram colocados em prateleiras sob duas coberturas ou ranchos existentes no campo, localizadas próximo ao laboratório de Ecologia do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP. As alturas das prateleiras eram de 1,10 e 1,60 m no “rancho A” (Fig. 3-A) e 1,10, 1,30 e 1,40 m no “rancho B” (Fig. 3-B). Esses ranchos têm a finalidade de proteger os ninhos de chuvas e insolação direta.

3.4 Metodologia Geral

Durante o período de estudo, que compreendeu de setembro de 2003 a abril de 2004 no “rancho A” e de maio de 2004 a setembro de 2005 no “rancho B”, os NA foram inspecionados, frequentemente, com auxílio de um otoscópio da marca Kole, para verificar a presença de fêmeas trabalhando neles. Ao constatar uma fêmea em atividade de nidificação, ela foi acompanhada diariamente até que desaparecesse da área. Durante essas atividades, foram realizadas sessões com observação direta, à vista desarmada, a uma distância de 1,5 m do local de nidificação. Essas observações foram realizadas entre 8:00 e 18:00 horas, ou até que a fêmea

finalizasse suas atividades diárias, totalizando aproximadamente 447 horas de observação direta.

Figura 3 Ninhos-armadilha dispostos sobre prateleiras no local de estudo. (A) Refere-se ao “rancho A” e (B) ao “rancho B”. Em destaque, os ninhos-armadilhas utilizados para atrair fêmeas de *Podium denticulatum*.

3.5 Atividades de nidificação

Durante as observações foram coletados dados sobre os horários de início e término das atividades diárias, bem como dos comportamentos da fêmea, como a escolha de um local para nidificação, a duração dos vôos para coleta de presas, o comportamento de deposição e o número de presas utilizadas para o provisionamento de cada célula, a duração das viagens de coleta de material e comportamento para a construção das partições celulares, assim como o comportamento e duração do processo de oviposição. Essas observações, juntamente com as inspeções diárias, permitiram obter informações a respeito do tempo necessário para o provisionamento de cada célula e do número de células construídas em cada ninho.

Os comportamentos das fêmeas foram anotados com amostragem de todas as ocorrências (Del-Claro, 2004), e os tempos gastos em cada atividade, cronometrados. Os comportamentos no interior do ninho foram observados com o auxílio do otoscópio.

3.6 Tempo de desenvolvimento dos indivíduos e razão sexual

Após os ninhos serem completados pelas fêmeas, eles foram transferidos para o laboratório, com o objetivo de verificar a duração do período entre a oviposição e a emergência e o sexo dos indivíduos produzidos. O tempo de desenvolvimento foi obtido anotando-se as datas das oviposições e respectivas emergências.

Dos 64 ninhos obtidos, 20 ninhos tiveram a extremidade contendo sua entrada introduzida em tubos de polietileno com diâmetro ligeiramente superior àquele do ninho-armadilha utilizado pelas vespas, com 5,0 cm de comprimento e tendo uma das extremidades fechadas com uma rolha de cortiça. Esses ninhos foram deixados nas prateleiras. Conforme os adultos emergiam, eles se dirigiam para o tubo de polietileno, onde eram coletados e identificados quanto ao sexo; em seguida, os indivíduos eram liberados na área de estudo. A sequência de emergência mostrou, também, a distribuição dos sexos no interior dos ninhos e a ocorrência ou não de parasitas. Após 15 dias da última emergência, esses ninhos foram abertos para mensuração das estruturas. Outros 40 ninhos coletados no local de estudo foram abertos com aproximadamente 25 dias após a conclusão pela fêmea. Nesse período os imaturos já haviam tecido seus casulos, o que foi constatado a partir de observações prévias. Os casulos foram medidos e acondicionados individualmente em tubos de ensaio fechados com uma rolha de cortiça. Em seguida foram etiquetados quanto à posição no ninho e mantidos em temperatura ambiente até a emergência. Após a emergência, os adultos foram identificados quanto ao sexo e a posição no ninho e liberados no campo. Os outros 04 ninhos foram abertos logo após o término da nidificação. O conteúdo de cada célula foi colocado em um tubo de ensaio, forrado com papel e fechado com algodão. A disposição das presas e o tamanho da célula foram respeitadas ao serem transferidas para o tubo. Os adultos foram identificados quanto ao sexo e liberados no campo.

3.7 Arquitetura dos ninhos

Para a descrição da arquitetura dos ninhos foram realizadas mensurações do comprimento e diâmetro dos ninhos-armadilha utilizados, das células de cria e célula vestibular, se presente. Foram medidas a espessura das partições celulares e parede de fechamento do ninho.

3.8 Causas de mortalidade e inimigos naturais

Ao abrir os ninhos, puderam-se obter informações a respeito da ocorrência de mortalidade nos estágios de desenvolvimento e as causas dessa mortalidade. Os parasitóides que eventualmente emergiram nos ninhos permaneceram nele, assim como toda cria morta da vespa (ovos, larva, prepupa e pupa). Os parasitóides encontrados vivos foram capturados e mortos sob vapor de acetato de etila e, posteriormente, encaminhados para identificação.

3.9 Abundância sazonal

O acompanhamento das atividades das fêmeas proporcionou informações sobre a frequência de nidificações em cada um dos meses, durante o período de setembro de 2003 a setembro de 2005. Essas observações permitiram identificar a ocorrência de épocas ou estações com

maior ou menor atividade de nidificação, bem como a ocorrência ou não de diapausa nesta espécie.

3.10 Análise estatística

Os testes estatísticos seguiram Zar (1999) e foram realizados com auxílio dos programas STATISTICA 6.0 para Windows e SigmaStat 2.03 para Windows. O teste do Qui-Quadrado foi utilizado para verificar se a frequência observada de machos e fêmeas se desvia significativamente ou não da frequência com que essa proporção é esperada.

O teste não-paramétrico de Mann-Whitney foi utilizado para avaliar a ocorrência de diferenças no tempo de desenvolvimento de machos e fêmeas que passaram por período de diapausa ou não, para verificar se houve diferença entre o tamanho das células de cria de machos e fêmeas e tamanho do casulo de ambos, além de verificar se a espessura das bordas e centros das partições celulares e da parede de fechamento do ninho foram significativamente diferentes.

O coeficiente de Correlação de Pearson foi utilizado para quantificar a força de associação entre o número de células de cria e o número de dias necessários para aprovisionar um ninho. O mesmo teste foi utilizado para correlacionar o espaço efetivamente ocupado pelo ninho com o número de células construídas e também o tamanho dos bambus utilizados pelas fêmeas com a quantidade de células construídas. Todos os testes foram realizados a um nível de significância de 5%.

4 RESULTADOS

4.1 Atividades de nidificação

As fêmeas de *P. denticulatum* iniciaram suas atividades no campo entre 8:08 e 14:15 horas e interromperam suas tarefas entre 9:56 e 17:34 horas. Essa variação nos horários de início e término das atividades foi em decorrência das condições climáticas ocorridas durante os períodos de nidificações. A construção de um ninho é precedida pela escolha de um NA. Durante esse processo, a fêmea entra em um bambu, dirige-se até o fundo dele e recua alguns centímetros, tocando a superfície interna da cavidade com as antenas. Caso a fêmea não opte por aquele local, ela levanta vôo e, entrando em um outro NA, vizinho ou não ao anterior, repete o comportamento de inspeção. Sempre que ficam aderidos ao seu corpo materiais contidos no interior dos NA, tais como teia de aranha, fragmentos de barro ou de plantas, ela pára do lado de fora do bambu e esfrega o primeiro par de pernas sobre a cabeça, limpando as antenas e mandíbulas. Ao selecionar um local para nidificar, a fêmea permanece parada alguns segundos na entrada da cavidade e, em seguida, inicia a coleta de presas.

A fêmea retorna ao ninho segurando a presa com suas pernas anteriores e mandíbulas (Fig. 4) e entra imediatamente no ninho. Em algumas ocasiões, foi observado que a fêmea pousava sobre o gomo de bambu ou na prateleira antes de entrar no NA. Dentro da cavidade, a fêmea dirige-se até o fundo da célula e posiciona a presa com a cabeça voltada para o fundo e as pernas viradas para cima (Fig. 5). O tempo transcorrido entre a saída do ninho e o retorno com uma presa variou de 245 a 9307 segundos ($x=2406,98 \pm 1433,52$ segundos; $n=102$) (Fig. 6) e o tempo para posicionar a presa dentro da célula e

sair novamente para o campo variou de 5 a 62 segundos ($x=20,85 \pm 11,01$ segundos; $n=102$) (Fig. 7).

Figura 4 Fêmea de *Podium denticulatum* com sua presa na entrada do ninho-armadilha.

Figura 5 Ninho de *Podium denticulatum* com as presas posicionadas nas células. Em detalhe, as presas posicionadas com a cabeça voltada para o fundo da célula, com a parte ventral para cima.

Figura 6 Frequência e duração (em segundos) dos vôos realizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para captura de presas.

Figura 7 Frequência e duração (em segundos) do tempo de permanência no ninho durante o processo de deposição das presas na célula pela fêmea de *Podium denticulatum*.

Após colocar a primeira presa na célula a fêmea sai do ninho e voa imediatamente. Ela captura a próxima presa e repetirá todo o comportamento descrito anteriormente até que a célula esteja completamente aprovisionada. O aprovisionamento de uma célula pode ser completado no mesmo dia em que ele foi iniciado ou então a fêmea interrompe o aprovisionamento, coleta barro para construir a partição celular e, após fechar a célula, finaliza as atividades daquele dia. No dia seguinte a fêmea retorna ao seu ninho, rompe a partição celular e retoma as atividades de aprovisionamento. Esse rompimento produz um orifício que corresponde ao tamanho exato para que a fêmea possa entrar com uma presa na célula. Ao completar o aprovisionamento, ela coleta mais barro para fechar a abertura, sendo que o material que ocasionalmente tenha ficado no interior do ninho não é reaproveitado pela fêmea.

Pode-se notar na Figura 8 o ovo da fêmea de *P. denticulatum* posicionado entre o primeiro par de pernas, na porção ventral da presa. A oviposição (n=28) pode ser realizada na primeira presa capturada, o que foi observado 03 vezes (10,71% dos casos), ou então ocorrer na última presa colocada na célula, sendo observado em 25 casos (89,29%). As fêmeas ovipositaram na presa antes (n=05) ou após (n=23) adentrarem o ninho. Nas oviposições realizadas do lado de fora do ninho, a fêmea, carregando a presa, pousava próximo à entrada do ninho, curvava o abdome (gáster) e colocava seu ovo na porção ventral da presa, entre o primeiro par de pernas dela. Em seguida, a fêmea carregava a presa para o interior do ninho, posicionava-a e saía imediatamente ou permanecia alguns segundos parada em frente à entrada do ninho.

Figura 8 Ovo de *Podium denticulatum* posicionado entre o primeiro par de pernas, na porção ventral da presa.

Terminado o aprovisionamento da primeira célula, a fêmea inicia a coleta de material para a construção da partição celular. O material utilizado consiste de fragmentos de solo coletado no campo previamente úmido ou umedecido com água coletada anteriormente pela fêmea (Fig. 9-A). Antes de levá-lo ao ninho, a fêmea trabalha o solo com auxílio das mandíbulas, formando uma pequena porção de barro, que é levada ao ninho pelas pernas anteriores e mandíbulas (Fig. 9-B). Ao chegar do campo, a fêmea pousa sobre o gomo de bambu e entra no NA que está sendo aprovisionado. Ali, a fêmea, fazendo movimentos circulares, vai depositando o material utilizando as pernas anteriores. A fêmea constrói a partição celular na forma de um anel, diminuindo o diâmetro do orifício da entrada da célula até que todo esse diâmetro seja completado com barro. Quando a fêmea termina a deposição de barro, ela realiza movimentos circulares no interior do ninho, moldando o

barro com as pernas anteriores e mandíbulas. Durante esse comportamento, a fêmea produz um som característico (zunido relativamente alto). A partição celular possui a parte externa côncava e lisa e a interna ligeiramente convexa e áspera e serve como parede de fundo da célula subsequente. O tempo gasto pela fêmea na coleta de barro para construção das partições celulares variou de 09 a 1225 segundos (Mediana=58 segundos; n=298) (Fig. 10) e o tempo que ela passou depositando o material variou de 05 a 388 segundos (Mediana=16 segundos; n=298) (Fig. 11).

Figura 9 Fêmea de *Podium denticulatum* durante o processo de coleta de material utilizado na construção das partições celulares e parede de fechamento do ninho. (A) Fêmea compactando o material no campo. (B) Fêmea carregando barro compactado com as mandíbulas (a seta mostra o barro compactado).

Ao terminar a primeira célula, a fêmea repete os mesmos comportamentos para o provisionamento, oviposição e operculação das células seguintes, até fechar o ninho. O tempo necessário para completar uma célula variou de 01 a 05 dias (n=113), contudo, em 75,9% dos casos a fêmea completou a célula no mesmo dia em que iniciou o provisionamento dela. Em 20,5 % dos ninhos observados, a fêmea demorou dois dias para completar uma

célula e, em 1,8 % ela gastou três dias. Em apenas dois casos, as fêmeas demoraram quatro e cinco dias para aprovisionar as células (Tabela 2). Em ambos os casos, a chuva foi responsável pela demora na coleta de presas.

Tabela 2 Tempo (em dias) necessário para o aprovisionamento, oviposição e operculação de uma célula de cria de *Podium denticulatum*.

Tempo (dias)	Número de células	%
1	85	75,9
2	23	20,5
3	2	1,8
4	1	0,9
5	1	0,9
Total	112	100

Quando a fêmea termina o aprovisionamento do NA, ela começa a coleta de barro para construir a parede de fechamento do ninho. O tempo gasto para coleta de barro para a construção da parede de fechamento do ninho variou de 10 a 1392 segundos (Mediana=50 segundos; n=208) (Fig. 10), e o tempo que a fêmea passou depositando o material foi de 05 a 315 segundos (Mediana=13 segundos; n=208) (Fig. 11).

Figura 10 Frequência e duração (em segundos) dos vôos realizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para coleta de barro utilizado na construção das partições celulares e paredes de fechamento do ninho.

Figura 11 Frequência e duração (em segundos) do tempo de permanência no ninho durante o processo de deposição do barro e operculação das partições celulares e parede de fechamento do ninho pela fêmea de *Podium denticulatum*.

O número de vôos para a coleta de barro para a construção das partições celulares variou de 09 a 24 ($\bar{x}=16,6 \pm 4,5$ vôos; $n=18$) e para a construção das paredes de fechamento, de 09 a 34 ($\bar{x}=20,8 \pm 9,4$ vôos; $n=10$) (Fig. 12). A parede de fechamento do ninho é idêntica às partições celulares (Fig. 13-A), porém mais espessa e pode ser recoberta por uma resina de origem vegetal desconhecida e outros materiais, como gravetos, pedaços de folhas, restos de outros insetos, utilizados provavelmente para camuflar o ninho (Fig. 13-B). O revestimento da parede de fechamento do ninho com resina ocorreu em 89,1% deles. A duração dos vôos para coleta de resina e outros materiais variou de 56 a 2710 segundos (Mediana=430 segundos; $n=45$) (Fig. 14), e o tempo de permanência da fêmea depositando esse material variou de 27 a 400 segundos (Mediana=62 segundos; $n=45$) (Fig. 15).

Figura 12 Número de vôos realizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para coleta de barro utilizado na construção das partições celulares e parede de fechamento do ninho.

Figura 13 Ninho de *Podium denticulatum* mostrando o (A) formato da partição celular e/ou parede de fechamento do ninho e (B) ninho-armadilha, mostrando a parede de fechamento do ninho revestida com resina de origem desconhecida.

Figura 14 Frequência e duração (em segundos) dos vôos realizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para coleta de resina e outros materiais.

Figura 15 Frequência e duração (em segundos) do tempo de permanência no ninho pela fêmea de *Podium denticulatum* durante a deposição de resina e outros materiais.

A fêmea pode concluir o aprovisionamento de um ninho em um dia ou demorar até nove dias (Tabela 3). Embora tenha sido observada uma correlação positiva e significativa entre o número de células de cria e o número de dias necessários para o aprovisionamento do ninho (Correlação de Pearson; $r = 0,409$, $p < 0,05$), o baixo valor do coeficiente de correlação sugere haver apenas uma tendência de ambos os parâmetros variarem nas mesmas proporções.

Tabela 3 Tempo (em dias) necessário para a construção de um ninho de *Podium denticulatum*, de acordo com o número de células presentes.

Número de células por ninho	Número de ninhos	Tempo (em dias)		
		Mínimo	Máximo	X±dp
1	12	1	8	2,6±2,1
2	28	2	5	2,8±1,0
3	13	2	7	3,5±1,4
4	5	3	5	3,8±0,8
5	1		9	9±0
6	1		5	4±0

Durante todo o processo de nidificação, as fêmeas reagiram a perturbações e tentativas de invasão do ninho por outros insetos. Essa reação era pouco agressiva, mas às vezes a fêmea voava em direção ao agressor, na tentativa de expulsá-lo do local. Quando outro inseto invadia seu ninho, ela expulsava-o ativamente, produzindo um som zunido relativamente alto.

4.2 Tempo de desenvolvimento e número de gerações por ano

O tempo de desenvolvimento de *P. denticulatum* foi obtido a partir das células em que as oviposições foram observadas (n=64) (Tabela 4). O tempo de desenvolvimento total, ou seja, de ovo até a emergência, variou, para as fêmeas, de 30 a 42 dias ($x=35,3 \pm 3,8$ dias; n=23), e foi significativamente maior que o dos machos o qual variou de 24 a 38 dias ($x=31,0 \pm 3,6$ dias; n=33) (Mann-Whitney; $Z=3,15$; $p < 0,05$), no caso dos indivíduos que emergiram entre

outubro e março, que corresponde aos meses de chuva. Para os indivíduos que passaram por um período de diapausa, não houve diferença significativa entre os tempos de desenvolvimento de ambos os sexos (para as fêmeas: variação de 173 a 189 dias; $x=179,3 \pm 8,5$ dias; $n=03$; para os machos: variação de 166 a 175 dias; $x=170,4 \pm 3,6$ dias; $n=05$) (Mann-Whitney, $Z=1,5909$; $p > 0,05$).

De acordo com os dados a respeito do tempo de desenvolvimento de machos e fêmeas, até seis gerações anuais podem ocorrer em *P. denticulatum*. Considerando como primeira geração (1G) os adultos com emergências em outubro e novembro, produzidos pelas fêmeas que passaram pela diapausa, a segunda geração (2G) seria formada pelos adultos produzidos durante outubro e novembro, meses de nidificação das fêmeas produzidas na primeira geração. As fêmeas da 2G nidificaram em novembro-dezembro e seus descendentes, indivíduos da 3G, emergiram em dezembro e janeiro. Continuando esse raciocínio, os indivíduos da 4G emergiram e nidificaram em janeiro-fevereiro, os da 5G emergiram e nidificaram em fevereiro-março e março-abril, respectivamente e a 6G, passando pelo período de diapausa, emergiu em setembro-outubro, fechando assim o ciclo (Fig. 16).

Tabela 4 Duração (em dias) do período entre a oviposição e a emergência de fêmeas e machos de *Podium denticulatum*, durante o período de setembro de 2003 a setembro de 2005.

Meses/ Oviposição	Meses/ Emergência	Nº de ninhos	Duração (em dias) entre a oviposição e a emergência							
			Fêmeas				Machos			
			Nº céls	Tempo mín.	Tempo máx.	X±dp	Nº céls	Tempo mín.	Tempo máx.	X±dp
Mar/Abr	Set/Out	2	3	173	189	179±8,5	5	166	175	170±3,6
Set/Out	Out/Nov	6	4	32	35	35±2,2	8	29	36	32,3±2,8
Out/Nov	Nov/Dez	10	11	30	42	36,9±4,6	9	29	38	32,4±3,6
Nov/Dez	Dez/Jan	3	3	30	35	32,3±2,5	5	30	35	32±2,1
Dez/Jan	Jan/Fev	3	1		33	33±0	5	28	33	30,4±1,8
Jan/Fev	Fev/Mar	5	4	32	35	33,8±1,5	6	24	32	26,7±3,8
TOTAL		29	26				38

Figura 16 Relação entre meses de nidificação, emergências e período de diapausa nas seis gerações observadas em *Podium denticulatum*.

4.3 Razão sexual e arranjo dos sexos

De uma amostra de 106 células provenientes de 45 ninhos, emergiram 44 fêmeas e 62 machos, o que indica, para essa amostra, uma razão sexual de 1fêmea:1,4machos a qual não difere significativamente da proporção de 1:1 ($\chi^2=3,1$; $p > 0,05$; $gl=1$).

Na primeira célula de cria de 45 ninhos analisados houve produção de fêmeas, com exceção de três que produziram apenas machos, um deles contendo quatro células, outro com três e outro com apenas uma célula de cria. Na última célula de cria foram produzidos machos, com exceção de dois ninhos, ambos dando origem a fêmeas. Nas demais células de cria, a produção de machos ou fêmeas não seguiu nenhum padrão (Tabela 5).

Tabela 5 Porcentagem de fêmeas e machos produzidos de *Podium denticulatum* em cada célula, de acordo com as suas posições nos ninhos*.

Nº ninhos	Cél/ ninho	% fêmeas						% machos					
		1ª	2ª	3ª	4ª	5ª	6ª	1ª	2ª	3ª	4ª	5ª	6ª
6	1	83,3	-	-	-	-	-	16,7	-	-	-	-	-
15	2	100	21,4	-	-	-	-	0	78,6	-	-	-	-
13	3	91,7	18,2	0	-	-	-	8,3	81,8	100	-	-	-
9	4	85,7	25	0	0	-	-	14,3	75	100	100	-	-
1	5	100	0	0	0	0	-	0	100	100	100	100	-
1	6	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0	100	100

* Somente ninhos com fêmeas e machos identificados

4.4 Arquitetura dos ninhos

O comprimento dos bambus utilizados para nidificação variou de 11,4 a 26,2 cm ($x=18,2 \pm 3,3$ cm; $n=64$), sendo que 79,7% das nidificações ocorreram em bambus com comprimentos entre 14,1 a 22 cm (Fig. 17). O diâmetro dos NA utilizados variou de 0,7 a 1,8 cm ($x=1,1 \pm 0,2$ cm; $n=64$), sendo os bambus de 1,1 cm de diâmetro os mais freqüentes (Fig. 18). O espaço efetivamente ocupado pelo ninho variou de 3,5 a 21,2 cm ($x=12,5 \pm 4,4$ cm; $n=64$) (Fig. 19) e ele foi significativamente correlacionado com o número de células construídas (Correlação de Pearson; $r=0,645$, $p < 0,05$, $n=64$). O comprimento dos bambus utilizados pelas fêmeas não teve correlação com o número de células construídas (Correlação de Pearson; $r=0,0458$, $p > 0,05$, $n=64$) (Tabela 6).

Figura 17 Relação entre frequência de ocupação e comprimento (cm) dos ninhos-armadilha utilizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para nidificação.

Figura 18 Relação entre a frequência de ocupação e o diâmetro (cm) dos ninhos-armadilha utilizados por fêmeas de *Podium denticulatum* para nidificação.

Figura 19 Relação entre frequência e espaço (cm) efetivamente ocupado pelos ninhos de *Podium denticulatum* no interior dos ninhos-armadilha.

Tabela 6 Número de células de cria e comprimento (em cm) dos ninhos-armadilha utilizados por fêmeas de *Podium denticulatum* relacionado com o espaço efetivamente ocupado pelos ninhos.

Número de células por ninho	Número de ninhos	Comprimento do ninho-armadilha (cm)			Espaço ocupado pelo ninho (cm)		
		Mín.	Máx.	X±dp	Mín.	Máx.	X±dp
1	2	18,3	23,5	20,9±3,7	3,5	3,8	3,7±0,2
2	20	14,2	23,8	17,9±2,8	5,3	16,9	9,5±3,8
3	13	11,4	26,2	18,3±4,7	5,6	21,2	13,2±4,4
4	19	11,9	22,3	17,5±2,7	9,8	19,8	13,8±2,5
5	6	13,4	21,9	18,4±3,4	12,4	19,9	16,5±3,0
6	4	17,2	23,6	20,4±3,4	15,7	18,9	17,5±1,5

Cada ninho continha de 01 a 06 células de cria (n=174). As células foram construídas em uma série linear, com as maiores frequências sendo duas e quatro células por ninho (Fig. 20). O comprimento das células de cria variou de 1,5 a 10,0 cm ($\bar{x}=3,5 \pm 1,5$ cm; n=174). O comprimento das células dos machos variou de 1,7 a 6,3 ($\bar{x}=3,0 \pm 0,9$ cm; n=62), e foi significativamente diferente das células das fêmeas, o qual variou de 2,0 a 10,0 cm ($\bar{x}=4,2 \pm 1,7$ cm; n=44) (Mann-Whitney; $p < 0,05$) (Fig. 21).

Figura 20 Distribuição da frequência do número de células por ninho de *Podium denticulatum*.

Figura 21 Relação entre frequência e comprimento das células de cria que originaram machos e fêmeas em *Podium denticulatum*.

As partições celulares possuíam as bordas mais espessas, variando de 0,1 a 0,7 cm ($x=0,27 \pm 0,08$ cm; $n=108$), e a região central mais fina e mais frágil, com espessura que variou de 0,1 a 0,2 cm ($x=0,12 \pm 0,04$ cm; $n=108$). A parede de fechamento do ninho geralmente era mais espessa em relação às demais, sendo que a borda variou de 0,2 a 0,7 cm ($x=0,37 \pm 0,09$ cm; $n=53$) e o centro de 0,1 a 0,5 cm ($x=0,18 \pm 0,08$ cm; $n=53$) (Figs. 22 e 23). A borda da parede de fechamento do ninho foi significativamente mais espessa do que as das partições celulares (Mann-Whitney, $Z=-6,19$; $p < 0,05$), assim como o centro dessas estruturas (Mann-Whitney, $Z=-4,60$; $p < 0,05$).

Figura 22 Relação entre frequência e espessura da borda (cm) das partições celulares e paredes de fechamento dos ninhos de *Podium denticulatum*.

Figura 23 Relação entre frequência e espessura (cm) do centro das partições celulares e paredes de fechamento dos ninhos de *Podium denticulatum*.

Do total de 64 ninhos analisados, em 28 (43,75%) a fêmea construiu pelo menos uma célula vestibular após as células de cria, fechando o ninho. As células vestibulares apresentaram o comprimento variando de 1,5 a 12,8 cm ($x=5,34 \pm 3,14$ cm; $n=32$) (Fig. 24). Nos ninhos onde não ocorreu a construção de células vestibulares ($n=36$), a parede de fechamento correspondeu à própria partição da última célula de cria.

Figura 24 Relação entre frequência e comprimento (cm) das células vestibulares construídas em 32 ninhos de *Podium denticulatum*.

Em um ninho (1,56%), a fêmea construiu uma célula intercalar entre duas células de cria. Em três ninhos (4,68%), a fêmea iniciou a construção das células de cria deixando um espaço entre o fundo do ninho-armadilha e a parede da primeira célula. Esses espaços tinham 9,0, 3,5 e 5,0 cm. A utilização de NA contendo células velhas de *Trypoxylon* (Hymenoptera: Sphecidae) ocorreu em dois casos (3,13%), um deles com espaço de 8,5 cm ocupado e o outro com espaço de 2,0 cm ocupado pela outra espécie.

Os casulos eram de coloração castanho-médio, fusiformes, flexíveis, lisos e mais ou menos brilhantes, com uma parte afilada e outra abaulada. A extremidade afilada, geralmente voltada para a entrada do ninho, apresentou uma massa escura, provavelmente de fezes (Fig. 25). Os casulos de fêmeas variaram de 1,4 a 2,4 cm ($\bar{x}=2,05 \pm 0,45$ cm; $n=32$) no comprimento e de 0,3 a 0,6 cm ($\bar{x}=0,45 \pm 0,06$ cm; $n=32$) na largura máxima, enquanto os de machos variaram de 1,3 a 2,1 cm ($\bar{x}=1,68 \pm 0,16$ cm; $n=47$) no comprimento e de 0,3 a 0,4 cm ($\bar{x}=0,37 \pm 0,05$ cm; $n=47$) na largura máxima (Fig. 26 e 27). Os casulos de fêmeas, tanto no comprimento como na largura máxima, foram significativamente maiores que os de machos (Mann-Whitney, $Z=3,88$; $p < 0,05$ e $Z=2,88$; $p < 0,05$, respectivamente).

Figura 25 Ninho de *Podium denticulatum* com destaque ao casulo de coloração castanho-médio, fusiforme, com extremidade afilada voltada para a entrada do ninho. Nota-se a presença de uma célula vestibular.

Figura 26 Relação entre a frequência do comprimento (cm) dos casulos de onde emergiram machos e fêmeas de *Podium denticulatum*.

Figura 27 Relação entre frequência e largura máxima (cm) dos casulos de onde emergiram machos e fêmeas de *Podium denticulatum*.

4.5 Causas de mortalidade e inimigos naturais

Foi analisado o conteúdo de 174 células de cria provenientes de 64 ninhos, coletados no local de estudo durante o período de setembro de 2003 a setembro de 2005. Do total de células analisadas, 91 (52,3%) produziram adultos “viáveis”, ou seja, machos e fêmeas que romperam os casulos, partições celulares e parede de fechamento dos ninhos e saíram deles (Tabela 7).

O parasitóide da família Chrysididae (Hymenoptera) foi responsável pela morte de 10 indivíduos (5,75%). Três células (1,72%) foram atacadas por parasitóide da família Tachinidae (Diptera). Além disso, três ninhos completos, totalizando 16 células (9,2%), foram infestados por *Mellitobia sp.* (Hymenoptera: Eulophidae); nesses ninhos nenhum indivíduo de *P. denticulatum* emergiu. Foi observada uma elevada taxa de mortalidade devido à causas desconhecidas, constituindo 36 células (20,69%); dentre essas mortes, 29 (16,67%) ocorreram na fase de ovo ou larva e 7 (4,02%) ocorreram na fase de pupa. Um total de 18 adultos (10,34%) rompeu seus casulos, mas não conseguiu sair do ninho. Essa causa de mortalidade deixou de ocorrer com a abertura dos ninhos (n= 44) antes que os adultos emergissem.

Tabela 7 Número e porcentagem de fêmeas e machos emergidos, de imaturos mortos e de parasitismo a partir de 174 células de cria, provenientes de 64 ninhos de *Podium denticulatum*.

	NUMERO	%
<u>EMERGÊNCIAS</u>		
Fêmeas	33	18,97
Machos	55	31,61
Não Identificados	03	1,72
Subtotal	91	52,30
<u>MORTALIDADE</u>		
Causas desconhecidas		
- Ovos e larvas mortos	29	16,67
- Pupas mortas	07	4,02
Fêmeas adultas mortas nas células	11	6,32
Machos adultos mortos nas células	07	4,02
Subtotal	54	31,03
<u>PARASITÓIDES</u>		
Chrysididae	10	5,75
Tachinidae	03	1,72
<i>Melittobia</i> sp.	16	9,20
Subtotal	29	16,67
TOTAL	174	100

4.6 Abundância sazonal

De maneira geral, as frequências de construção de células de cria variaram sazonalmente. As atividades de nidificação de fêmeas de *P. denticulatum* só foram observadas no período quente e chuvoso, que corresponde de setembro a abril. Nos meses de maio, junho e julho não foram observadas fêmeas trabalhando no local de estudo. Embora os padrões de temperatura média e precipitação mensal tenham sido semelhantes nos dois anos de estudo, as frequências de nidificação tiveram uma variação de um ano para outro. No primeiro ano de estudo, que correspondeu de setembro de 2003 a setembro de 2004, pôde-se observar uma alta frequência de nidificações no mês de dezembro/03, enquanto que no mesmo mês do segundo ano, que foi de outubro de 2004 a setembro de 2005, essa mesma frequência não foi observada. No primeiro ano as fêmeas construíram células de cria no mês de setembro, sendo que o mesmo não foi observado no segundo ano. Do mesmo modo, no segundo ano ocorreu nidificação em agosto, não sendo observada no ano anterior (Fig. 28).

Figura 28 Número de células de cria construídas, mensalmente, por fêmeas de *Podium denticulatum* relacionado com temperatura média mensal e a precipitação total mensal, durante o período de setembro de 2003 a setembro de 2005.

5 DISCUSSÃO

A utilização de ninhos-armadilha por *P. denticulatum* já havia sido reportada por Camillo et al. (1996) e Assis & Camillo (1997), sendo também observada em outras espécies do mesmo gênero, como *P. rufipes* (Krombein, 1958, 1967, 1970; Morato & Campos, 2000; Morato, 2001; Gazola, 2003), *P. luctuosum* (Krombein, 1964, 1967) e *P. sexdentatum* (Morato & Campos, 2000; Morato, 2001).

As atividades de nidificação de uma fêmea de *P. denticulatum* são iniciadas pela procura de um local adequado para a construção do ninho, o que pode determinar o seu sucesso reprodutivo. Durante essas atividades, as fêmeas inspecionam vários sítios antes de selecionar um deles para nidificação. Tal fato foi também observado em *P. rufipes* (Krombein, 1970) e algumas outras espécies de Sphecidae, como *Isodontia simoni*, *Isodontia pelopoeiformis*, *Isodontia stanleyi* (Gess & Gess, 1982), *Trypoxylon rogenhoferi* (Garcia & Adis, 1995) e *Trypoxylon tenoctitlan* (Coville & Coville, 1980). No caso de *P. denticulatum*, as fêmeas só nidificaram em ninhos-armadilha sem rachaduras e em boas condições.

Assim como observado em *P. denticulatum*, no presente trabalho, e para aquelas outras espécies de vespas anteriormente citadas, abelhas solitárias que nidificam em cavidades preexistentes também exibem o comportamento de inspeção. Jesus & Garófalo (2000) observaram que, quando uma fêmea de *Centris analis* procura um local para nidificação, ela geralmente inspeciona vários ninhos-armadilha, entrando e saindo deles rapidamente. Pereira (1997) reportou que a fêmea de *Centris vittata*, durante as inspeções, entra no ninho-armadilha e dirige-se até o fundo dele; em seguida, ela recua alguns centímetros, pára por um breve instante e vira-se,

ficando com a cabeça voltada para a entrada. Esse comportamento é realizado repetidas vezes até que a fêmea escolha o local para nidificar. Fêmeas de *Xylocopa grisescens* e *Xylocopa frontalis* exibem o comportamento de inspeção em diferentes ninhos-armadilha e, ao escolher um para nidificar, elas marcam a cavidade depositando uma substância com cheiro perceptível e desagradável. As fêmeas de *grisescens* espalham aquela substância ao longo da cavidade enquanto as de *frontalis* tendem a concentrá-la na entrada dela. Provavelmente, aquela substância funciona como um sinal odorífero permitindo à fêmea identificar seu ninho, assim como para desencorajar a entrada de outras fêmeas que estejam a procura de locais para nidificação (Pereira, 2002). Ao contrário dessas espécies de *Xylocopa*, as fêmeas de *P. denticulatum*, aparentemente, não deixam marcas químicas e, provavelmente, reconhecem o local de nidificação por marcação visual. Tal sugestão é reforçada pelos vôos realizados por elas ao redor dos ninhos, comportamento esse similar ao reportado por Hook (2004) para *Chlorion cyaneum*, um Sphecidae que faz ninho no solo, cujas fêmeas fazem a marcação de seus ninhos andando ao redor da entrada deles.

Segundo Danks (1970), a existência de locais para nidificação é um fator limitante para espécies de vespas que nidificam em cavidades preexistentes. Em regiões neotropicais as formigas competem intensamente por cavidades disponíveis para nidificação. Embora suas frequências não tivessem sido registradas, foram encontradas formigas (Formicidae) e aranhas (Aranacea) utilizando os ninhos-armadilha disponibilizados no campo para o estudo com *P. denticulatum*. Outras espécies de Hymenoptera, como por exemplo, *Trypoxylon* sp. (Sphecidae), *Centris* sp. (Apidae), *Euglossa* sp.

(Apidae) e *Xylocopa* sp. (Apidae), que também utilizam cavidades preexistentes para estabelecerem seus ninhos, foram encontradas no local de estudo.

Os horários de início e término das atividades diárias das fêmeas de *P. denticulatum* variaram durante o período de estudo. Essa variação deve estar relacionada principalmente com condições climáticas, as quais devem acelerar ou retardar o início das atividades assim como determinar a finalização delas naquele dia.

Após selecionarem o local de nidificação, as fêmeas de *P. denticulatum* iniciam a captura de presas. Em Sphecidae, a preferência por presas pode ocorrer em nível de subfamília, gênero ou espécie, e o tipo de presa pode ser útil instrumento taxonômico (Garcia & Adis, 1993). Em ninhos de *P. luctuosum*, Krombein (1956) encontrou apenas uma espécie de barata, *Parcoblatta uhleriana*. Por outro lado, *P. rufipes* utiliza várias espécies de baratas como presas: *Latiblatella rehni*, *Chorisoneura texensis*, *Eurycotis floridana*, *Parcoblatta pensylvanica*, *Cariblatia lutea*, *Cariblatia minima* (Krombein, 1970; Bohart & Menke, 1976). Fêmeas de *Penepodium goryanum*, um outro Sphecidae, utilizam baratas do gênero *Eunycitibora* sp. (Elampridae, Nyctiborinae) para aprovisionar as células (Garcia & Adis, 1993). No trabalho realizado por Camillo et al. (1996), a amostra de presas obtidas a partir de alguns ninhos de *P. denticulatum* consistia de ninfas e adultos da família Blattellidae e, entre as espécies encontradas estavam *Cahita borero* e *Pseudomops neglecta*. Em um estudo realizado com *Chlorion cyaneum* (Sphecidae), que também utiliza baratas para aprovisionar o ninho, Hook (2004) encontrou somente uma espécie de presa, a *Arenivaga bolliana*

(Blattaria: Polyphagidae), e, dentre as 71 presas identificadas, somente uma delas era adulto. A julgar pelas informações disponíveis pode-se perceber que *P. denticulatum* encontra-se em uma posição intermediária quanto à diversidade de presas utilizadas. No entanto, é importante lembrar que somente uma maior amostragem de ninhos, preferencialmente estabelecidos em áreas distantes, poderá mostrar o quanto uma espécie tem de fidelidade em relação às presas utilizadas.

A disposição das presas no interior do ninho e a posição do ovo sobre a presa encontradas no presente estudo foram semelhantes as descritas por Camillo et al. (1996), e seguiu o padrão observado em *P. rufipes*, *P. luctuosum* (Krombein, 1967, 1970) e *P. goryanum* (Garcia & Adis, 1993). Em *C. cyaneum*, os ovos são também colocados entre o primeiro par de pernas da presa (Hook, 2004), bastante semelhante ao observado em *Podium* sp. e *P. goryanum*. Segundo Garcia & Adis (1993), o local em que o ovo é colocado e a presença de uma substância aderente não permitem que a presa o remova. Dessa forma, a larva, ao eclodir, entra rapidamente em contato com seu alimento.

A variação observada na escolha da presa que recebeu o ovo da fêmea de *P. denticulatum* mostra a não ocorrência de um padrão, ou seja, as fêmeas botaram tanto na primeira como na última presa e, em alguns casos, nas intermediárias. Em *Penepodium luteipenne* e *Penepodium haematogastrum*, duas espécies que nidificam no solo, ao contrário de *P. denticulatum*, o ovo é colocado sobre a última presa trazida para o ninho (Williams, 1928). Em *Bembix americana antilleana* (Sphecidae) o ovo é colocado sobre a primeira presa trazida para o ninho (Genaro, 1995). Tais padrões não são observados

em *Isodontia simoni*, *I. pelopoeiformis* e *I. stanley*, pois nessas espécies a fêmea coloca o ovo na primeira ou na segunda presa coletada (Gess & Gess, 1982). Apesar das presas serem de diferentes Ordens, pode-se notar que esse comportamento é bastante variado entre os Sphecidae. Um outro aspecto também variável e relacionado com a oviposição foi o momento em que a fêmea a realizou. Como observado, algumas vezes as fêmeas de *P. denticulatum* realizaram a oviposição antes de adentrarem ao ninho e, em outras, após adentrarem nele, o que não ocorre em *Penepodium luteipenne* e *Penepodium haematogastrum* cujas fêmeas ovipositam sempre ao lado da entrada do ninho (Williams, 1928).

Conforme observado nesse trabalho, a fêmea de *P. denticulatum* pode iniciar e completar o aprovisionamento de uma célula em um único dia, como observado em 76% dos casos, ou iniciar o aprovisionamento e terminá-lo em dias subseqüentes, como nos 24% dos casos restantes. Essa interrupção no aprovisionamento de uma célula pode ocorrer como resposta a uma mudança climática, tal como diminuição da temperatura ou pela ocorrência iminente de precipitação, ou pela dificuldade na localização de presas. Independente do fator que acarreta na interrupção do aprovisionamento, a fêmea fecha a entrada da célula construindo uma parede de barro e, em seguida, abandona a área de nidificação, retornando no dia seguinte. Ao chegar em seu ninho a fêmea rompe a parede de barro construída no dia anterior e retoma as atividades de aprovisionamento até que a célula esteja completada. Algumas espécies dos gêneros *Chalybion*, *Isodontia* e *Trigonopsis*, que também utilizam cavidades preexistentes, podem também construir paredes temporárias caso não completem o aprovisionamento em um mesmo dia ou enquanto estão

procurando presas. Outras espécies dos gêneros *Stangeella*, *Chlorion* e *Palmodes*, a maioria fossorial, também exibem esse tipo de comportamento, sendo muito comum a construção de paredes provisórias de barro ou de outros materiais, como folhas, por exemplo, enquanto estão ausentes, seja durante a noite ou enquanto capturam as presas (Bohart & Menke, 1976). Esse comportamento de fechar a célula antes de terminar seu aprovisionamento pode ser interpretado como uma forma de proteção ao alimento larval já estocado e, nos casos em que a oviposição já tenha sido realizada, uma proteção ao próprio ovo contra possíveis predadores e parasitóides, visto que a fêmea não permanece no ninho durante a noite. Em contrapartida, os ninhos de *Penepodium*, um gênero muito próximo ao da espécie estudada, permanecem abertos durante todo o aprovisionamento, mesmo quando não é completado em um mesmo dia (Bohart & Menke, 1976).

O material utilizado na construção das paredes é coletado no campo, sendo que as fêmeas trazem-no para o ninho ligeiramente úmido. Foram observadas fêmeas coletando água próximo ao local de nidificação e, em seguida, partículas de solo, e também fêmeas que coletavam o barro úmido e o traziam diretamente para o ninho. No primeiro caso, as fêmeas umidificavam o solo com a água coletada previamente, formando uma pelota de barro. No segundo caso, as fêmeas já encontravam o solo molhado, possivelmente por causa da ocorrência de chuvas. Esses comportamentos de coleta e preparação de barro para a construção de partições celulares, parede de fechamento de ninhos ou a construção dos próprios ninhos têm sido observados em várias espécies de Eumeninae (Camillo, 1999; Bom-Joanni, 2004) e *Trypoxylon rogenhoferi* (Garcia & Adis, 1995). Enquanto manipula o

barro, a fêmea de *P. denticulatum* produz um som característico, o que também foi relatado por Garcia & Adis (1995) em um estudo realizado com *T. rogenhoferi*.

Após completar a primeira célula a fêmea de *P. denticulatum*, exibindo os mesmos comportamentos descritos anteriormente, construirá outras células até que o ninho esteja completado. Terminada a última célula, a fêmea inicia a coleta de barro para fazer a parede de fechamento do ninho. No fechamento do ninho, as fêmeas podem construir apenas uma parede de barro, que geralmente é mais espessa que as demais, ou podem também recobri-la externamente com resina e outros materiais como folhas secas, partes de insetos, partículas de plantas, entre outros, semelhante ao observado por Garcia & Adis (1993) nos ninhos de *P. goryanum*. Segundo Krombein (1967, 1970), as fêmeas de *P. rufipes*, além de construir uma parede de barro, podem ainda preencher toda a entrada da cavidade com fragmentos de polpa de madeira morta, teia de aranha, partículas de solo, fezes de barata, e fios de seda de lagartas e, em seguida, resina. Esses materiais depositados conferem à parede de fechamento do ninho uma espessura muito maior do que a encontrada nos ninhos de *P. denticulatum*. O depósito desses materiais deve estar relacionado à defesa do ninho, como uma forma de camuflagem contra predadores e parasitas.

Dependendo do número de células presentes em um ninho a fêmea de *P. denticulatum* pode completá-lo no mesmo dia em que começou a construção como também demorar até nove dias para a sua conclusão. Embora ocorresse uma tendência do tempo necessário para completar um ninho variar de acordo com o número de células presentes, o baixo valor

encontrado na correlação entre tais parâmetros é um indicativo de que fatores externos devam influenciar naquele aspecto. Assim, como também reportado por Pimenta & Martins (1999), para *Rubrica nasuta* (Sphecidae), condições climáticas e disponibilidade de presas podem estar envolvidos no tempo gasto para o provisionamento das células.

O acompanhamento das atividades de nidificação das fêmeas de *P. denticulatum* proporcionou a obtenção de dados precisos a respeito dos períodos de desenvolvimento de machos e fêmeas desta espécie. Tais dados mostraram que aqueles períodos são menores do que os sugeridos por Camillo et al. (1996). Além disso, o número de gerações aqui observadas foi maior do que o sugerido por aqueles autores. Esta conclusão foi corroborada pelo maior período de nidificação ocorrido durante o desenvolvimento desse trabalho. Independente do número de gerações sugeridas por Camillo et al. (1996) e aquele aqui relatado, nos dois casos foi observada a ocorrência de uma geração passando por um período de diapausa no estágio prepupal. A ocorrência da diapausa é uma estratégia utilizada por inúmeras espécies de vespas e abelhas, em resposta às condições climáticas adversas e escassez de recursos. A ocorrência de algumas nidificações no mesmo período em que alguns ninhos passavam pela fase de diapausa, levou Camillo et al. (1996) a concluir que, por diferentes estratégias, a maior parte da população de *P. denticulatum* sobrevive ao período adverso do ano como adultos. Tal conclusão não pôde ser corroborada pelos resultados obtidos nesse trabalho pois nenhuma nidificação foi observada durante o período em que alguns ninhos continham seus imaturos passando por diapausa. Garcia e Adis (1993),

estudando *P. goryanum*, na Amazônia, concluiu que a diapausa prepupal é a única estratégia utilizada por aquela espécie frente às condições adversas.

A razão sexual observada nesse trabalho não diferiu significativamente da proporção de 1:1 e foi semelhante ao encontrado por Camillo et al. (1996) para a população total estudada por eles. Segundo Krombein (1967) a razão sexual em *P. rufipes*, uma espécie que faz apenas uma célula por ninho, pode estar relacionada ao diâmetro dos ninhos-armadilha utilizados. A grande variabilidade no diâmetro dos ninhos-armadilha utilizados por *P. denticulatum* mostra não haver relação entre esse parâmetro e a produção de um dos sexos, diferindo de *P. rufipes*.

O fato das fêmeas de *P. denticulatum* terem sido produzidas preferencialmente nas primeiras células de cria e os machos nas últimas, como também relatado por Camillo et al. (1996), seguiu o padrão que tem sido observado em outras espécies de vespas solitárias que nidificam em cavidades preexistentes e que apresentam as células dispostas em série linear (Medler, 1965; Krombein, 1967; Cowan, 1981; Gess & Gess, 1982; Jayasingh & Taffe, 1982; Matthews, 2000; Oku & Nishida, 2001).

A ocorrência de ninhos de *P. denticulatum* dando origem a apenas machos, como observado nesse trabalho e também relatado por Camillo et al. (1996), tem sido observada em ninhos de outros Sphecidae, tais como *I. mexicana* (Medler, 1965), *I. pelopoeiformis* (Gess & Gess, 1982) e *Pisoxylon xanthosoma* (Morato & Campos, 1994). Uma das possíveis hipóteses desse acontecimento seria das fêmeas não estarem fecundadas, como sugerido por Tepedino & Torchio (1982) para a abelha *Osmia lignaria propinqua*, e Frohlich & Tepedino (1986), para *Osmia bruneri*, ou das fêmeas serem velhas, já que

nessa condição existe a tendência delas produzirem machos. Outra hipótese seria a escassez de recursos alimentares, o que levaria as fêmeas a produzirem o sexo que necessita menor quantidade de alimento, geralmente os machos, como sugerido por Tepedino & Torchio (1982) e Frohlich & Tepedino (1986).

Como observado nesse trabalho e também reportado por Camillo et al. (1996), as fêmeas de *P. denticulatum* fazem ninhos em uma série linear de células, separadas internamente por uma parede de barro, diferente de *P. rufipes*, em que os ninhos são unicelulares e ocupam quase toda a cavidade do ninho-armadilha (Krombein, 1967, 1970; Gazola, 2003). Os comprimentos e diâmetros dos ninhos-armadilhas utilizados pelas fêmeas nesse trabalho foram bastante semelhantes aos reportados por Camillo et al. (1996) e Assis e Camillo (1997).

O comprimento das células das fêmeas foi significativamente maior que a dos machos como reportado por Camillo et al. (1996). A presença de uma única célula por ninho em *P. rufipes*, ocupando praticamente toda a cavidade usada para nidificação (Krombein, 1967, 1970), proporciona à ela um comprimento muito superior àquele encontrado para as células de *P. denticulatum*.

Como sugerido para algumas espécies de vespas (Krombein, 1967; Fricke, 1991, Garcia & Adis, 1995), a preferência para nidificação em cavidades de determinados diâmetros pode estar relacionada ao tamanho da fêmea (largura da cabeça) ou ao tamanho das presas utilizadas (Garcia & Adis, 1995). Camillo et al. (1996) sugeriram que a escolha do diâmetro do ninho-armadilha por *P. denticulatum* pode estar relacionada principalmente ao

tamanho da presa, pois a largura da cabeça da fêmea é bem inferior ao diâmetro dos ninhos-armadilha ocupados.

A espécie aqui estudada apresentou uma grande variação quanto ao número de células por ninho, sendo que em apenas dois a fêmea construiu somente uma célula de cria. As maiores frequências observadas foram de duas ou quatro células por ninho, diferente daquela relatada por Camillo et al. (1996), em que os autores encontraram uma frequência maior de duas ou três células por ninho. A multicelularidade encontrada em ninhos de *P. denticulatum* é semelhante ao observado em ninhos de *P. luctuosum* (Krombein, 1967).

O revestimento com barro do fundo da cavidade em alguns ninhos de *P. denticulatum* analisados por Camillo et al. (1996) e Assis & Camillo (1997), não foi observado nos ninhos utilizados nesse trabalho, embora o espaço vazio presente no fundo deles tenha ocorrido. Krombein (1967) sugeriu que aquele revestimento estaria ligado à conformação do fundo das cavidades, de tal forma que sua presença evitaria o contato da fêmea com a rugosidade ou fibras existentes naquele local.

A construção de células vestibulares, como também observado por Camillo et al. (1996), em quase metade dos ninhos de *P. denticulatum* aqui estudados também é um comportamento que difere essa espécie de *P. rufipes*, pois a única célula de cria nos ninhos dessa espécie ocupa totalmente o espaço da cavidade (Krombein, 1967; Gazola, 2003). Segundo Krombein (1967), a célula vestibular, que separa as células de cria da parede de fechamento do ninho, possui a função de desencorajar predadores e parasitas os quais apresentam o comportamento de invadir um ninho após seu

fechamento. A presença de células vestibulares foi verificada em ninhos de diversas espécies do gênero *Trypoxylon* (Krombein, 1967; Coville & Coville, 1980; Coville, 1981, 1982; Garcia & Adis, 1995; Camillo & Brescovit, 1999; Borges & Blochtein, 2001).

A presença de célula intercalar, um espaço vazio entre duas células de cria, é, segundo Krombein (1967), muito raro para a maioria das vespas, e pode ser uma resposta da fêmea à algum fator, tal como a invasão da célula de cria anterior por um parasita, a percepção pela fêmea de algum fungo ou outra contaminação da parede anterior à seção onde a célula intercalar foi construída. A única célula intercalar encontrada nos ninhos aqui analisados sucedeu uma célula de cria que originou um parasitóide da família Chrysididae (Hymenoptera), reforçando assim aquela proposição de Krombein (1967).

As texturas, tamanhos e formatos dos casulos variam muito entre os esfecídeos. Segundo Krombein (1967), o casulo de *Podium* é sedoso, marrom e bastante delicado. Camillo et al. (1996) e Assis & Camillo (1997) descrevem o casulo de *P. denticulatum* exatamente igual ao descrito neste trabalho. Nos ninhos aqui estudados, o tamanho dos casulos de fêmeas foram significativamente maiores que os de machos. Segundo Camillo et al. (1996), a diferença no tamanho dos casulos reflete aquela apresentada pelos adultos, com os machos sendo menores que as fêmeas tanto na largura da cabeça como no comprimento da célula maginal. Dimorfismo sexual, especialmente nas estruturas da cabeça, é acentuada nos Sphecidae (Bohart & Menke, 1976).

No trabalho realizado por Camillo et al. (1996), ninhos de *P. denticulatum* foram parasitados por *Melittobia* sp. (Eulophidae), *Anthrax* sp. (Bombyliidae), Perilampidae, Phoridae e Tachinidae. Dentre os parasitóides

citados, *Melittobia* sp. (Eulophidae) e Tachinidae foram também encontrados no presente estudo. Além daqueles dois parasitóides, um crisidídeo, não identificado, foi a segunda causa de mortalidade nos ninhos de *P. denticulatum* no presente estudo. Desses parasitóides, somente *Melittobia* sp. esteve presente na análise com *P. rufipes* (Krombein, 1967). Alguns desses parasitóides também são encontrados atacando ninhos de *Trypoxylon* sp. (Coville & Coville, 1980; Garcia & Adis, 1995; Borges & Blochtein, 2001), *Isodontia* sp. (Gess & Gess, 1982), *Penepodium* sp. (Garcia & Adis, 1993), como também em várias outras espécies de vespas solitárias.

O clima do Estado de São Paulo definiu o período de atividades de *P. denticulatum* durante esse estudo. As atividades ocorreram de setembro a abril, que corresponde à estação quente e chuvosa. Estudos realizados com abelhas e vespas solitárias no Sudeste do Brasil, onde o clima é bastante semelhante em quase todo território, demonstraram haver uma queda significativa de nidificações durante o período mais frio e seco (Camillo et al., 1995; Assis & Camillo, 1997; Camillo & Brescovit, 1999; Garófalo, 2000; Pereira, 1997; Pereira, 2002; Alves-dos-Santos, 2003; Gazola, 2003).

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Amarante, S.T.P. 1999. Sphecidae (Hymenoptera). *In*: Joly, C.A.; Bicudo, C.E.M. (orgs.) **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil. Síntese do conhecimento ao final do século XX. 5: Invertebrados terrestres.** FAPESP, São Paulo. pp.183-192.

Assis, J.M.F. & Camillo, E. 1997. Diversidade, sazonalidade e aspectos biológicos de vespas solitárias (Hymenoptera, Sphecidae, Vespidae) em ninhos armadilhas na região de Ituiutaba, MG. **An. Soc. Entomol. Brasil** 26: 335-347.

Barber, M.G. & Matthews, R.W. 1979. Utilization of Trap Nests by the Pipe Organ Mud-Dauber, *Trypargilum politum* (Hymenoptera: Sphecidae). **Ann. Entomol. Soc. Amer.** 72: 259-262.

Bertoni, A.W. 1918. Notas entomológicas, biológicas y sistemáticas. **Anal. Cient. Paraguayos** 3: 219-231.

Bohart, R.M. & Menke, A.S. 1976. **Sphecid wasps of the world: a generic revision.** University of California Press, Berkeley, California, 695 p.

Bom-Joanni, S.F.S. 2004. Biologia da vespa solitária *Brachymenes dyscherus* (Saussure 1852) com referência à construção de ninhos (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). Tese de Doutorado. FFCLRP-USP, Ribeirão Preto. 80 p.

Borges, F.B. & Blochtein, B. 2001. Aspectos da Biologia de cinco espécies de *Trypoxylon* (Hymenoptera, Sphecidae, Trypoxylini) no Rio Grande do Sul. **Biociências** 9: 52-62.

Buys, S.C., Morato E.f. & Garófalo, C.A. 2004. Description of the immature instar of three species of *Podium* Fabricius (Hymenoptera, Sphecidae) from Brazil. **Rev. Bras. Zoo.** 21: 73-77.

Camillo, E. 1999. A solitary mud-daubing wasp *Brachymenes dyscherus* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), from southeastern Brazil with evidence for a life-cycle poliphenism. *Rev. Biol. Trop.* 47: 949-958.

Camillo, E. 2001. Inquilines of *Brachymenes dyscherus* nests with special reference to *Monobia schrottkyi* (Hymenoptera, Vespidae, Sphecidae). *Rev. Bio. Trop.* 49: 1005-1012.

Camillo, E. ; Garófalo, C.A. ; Serrano, J.C. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos armadilhas. *Rev. Bras. Entomol.* 39: 459-470.

Camillo, E., Garófalo, C.A., Assis, J.M.F. & Serrano, J.C. 1996. Biologia de *Podium denticulatum* Smith em ninhos armadilhas (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae). *An. Soc. Entomol. Brasil* 25: 439-450.

Camillo, E. & Brescovit, A.D. 1999. Aspectos biológicos de *Trypoxylon (Trypargylum) lactitarse* Saussure e *Trypoxylon (Trypargylum) rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae) em Ninhos-Armadilhas, com especial referência a suas presas. *An. Soc. Entomol. Brasil* 28: 251-262.

CIIAGRO - Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas. **Resenha Agrometeorológica de Ribeirão Preto**. IAC - Instituto Agrônomo. Disponível em <<http://ciiagro.iac.br/ciiagroonline/>>. Acesso em 01 de outubro de 2005.

Corrêa-Franco, G.A.D. 1995. Inventário das angiospermas arbóreas do Campus USP de Ribeirão Preto. **Monografia (Bacharelado) em Ciências Biológicas**. FFCLRP - USP. 154 p.

Coville, R.E. 1981. Biological observations on three *Trypoxylon* wasps in the subgenus *Trypargylum* from Costa Rica: *T. nitidum schulthessi*, *T. saussurei*

and *T. lactitarse* (Hymenoptera: Sphecidae). *Pan-Pacific Entomologist* 57: 332-340.

Coville, R.E. 1982. Wasps of the genus *Trypoxylon* subgenus *Trypargilum* in North America. Berkeley, University of California Press. Vol. 97, 147 p.

Coville, R.P. & Coville, P.L. 1980. Nesting biology and male behavior of *Trypoxylon* (*Trypargylun*) *tenoctitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 73: 110-119.

Cowan, D.P. 1981. Parental investment in two solitary wasps *Ancistrocerus adiadatus* and *Euodynerus foraminatus* (Eumenidae: Hymenoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 95-102.

Danks, H.V. 1970. Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. *Trans. Royal Entomol. Soc. London* 122: 323-329.

Danks, H.V. 1971. Populations and nesting-sites of some aculeate Hymenoptera nesting in *Rubus*. *J. Anim. Ecol.* 40: 63-77.

Del-Claro, K. 2004. *Comportamento animal: uma introdução à biologia Comportamental*. Livraria Conceito, Jundiaí, SP. 132 p.

Evans, H.E. 1966. The behavior patterns of solitary wasps. *Ann. Rev. Entomol.* 11: 123-154.

Fricke, J.M. 1991. Trap-nest bore diameter preferences among sympatric *Passaloecus* spp. (Hymenoptera: Sphecidae). *Great Lakes Entomologist* 24: 123-125.

Frohlich, D.R. & Tepedino, V.J. 1986. Sex ratio, parental investment, and interparent variability in nesting success in a solitary bee. *Evolution* 40: 142-151.

Garcia, M.V.B. & Adis, J. 1993. On the biology of *Penepodium goryanum* (Lepeletier) in wooden trap-nests (Hymenoptera, Sphecidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **95**: 547-553.

Garcia, M.V.B. & Adis, J. 1995. Comportamento de nidificação de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera, Sphecidae) em uma floresta inundável de várzea na Amazônia Central. *Amazoniana* **13**: 259-282.

Garófalo, C.A. 2000. Comunidades de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que utilizam ninhos-armadilha em fragmentos de matas do Estado de São Paulo. *Anais do IV Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, SP, Brasil*, **4**: 121-128.

Gathmann, A.; Greiler, H.J. & Tscharntke, T. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* **98**: 8-14.

Gazola, A.L. 2003. Ecologia de abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual no Estado de São Paulo. *Tese de Doutorado. FFCLRP-USP, Ribeirão Preto*. 106 p.

Genaro, J.A. 1994. Inquilinos de *Sceliphron assimile*, con énfasis en *Podium fulvipes* (Hymenoptera: Vespidae, Sphecidae, Megachilidae). *Caribb. J. Sc.* **30**: 268-270.

Genaro, J.A. 1995. Comportamiento de *Bembix americana antilleana* durante la nidificación (Hymenoptera: Sphecidae). *Rev. Biol. Trop.* **43**: 271-275.

Gess, F.W. & Gess, S.K. 1982. Ethological studies of *Isodontia simoni* (du Buysson), *I. pelopoeiformis* (Dahlbom) and *I. stanleyi* (Kohl) (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae) in the Eastern Cape Province of South Africa. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)* **14**: 151-171.

Hanson, P.E. & Menke, A.S. 1995. The sphecid wasps (Sphecidae). *In*: Hanson, P.E. & Gauld, I.D. (eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica**. New York, Oxford University Press. pp. 621-649.

Hook, A.W. 2004. Nesting Behavior of *Chlorion cyaneum* (Hymenoptera: Sphecidae), a Predator of Cockroaches (Blattaria: Polyphagidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** 77: 558-564.

Jayasingh, D.B. & Freeman, B.E. 1980. The comparative population dynamics of eight solitary bees and wasps (Aculeata, Apocrita, Hymenoptera) trap-nested in Jamaica. **Biotropica** 12: 214-219.

Jayasingh, D.B. & Taffe, C.A. 1982. The biology of the eumenid mud-wasp *Pachodynerus nasidens* in trap nests. **Ecol. Entomol.** 7: 283-289.

Jesus, B.M.V. & Garófalo, C.A. 2000. Nesting behaviour of *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Apidologie** 31:503-515.

Köeppen, W. 1948. **Climatologia**. Ed. Fondo de la Cultura Econômica, México, 253 p.

Krombein, K.V. 1958. Biology and taxonomy of the cuckoo wasps of coastal North Carolina. **Trans. Amer. Entomol. Soc.** 84: 141-168.

Krombein, K.V. 1964. Miscellaneous prey records of solitary wasp. V. **Bull. Brooklyn Entomol. Soc.** 53: 118-120.

Krombein, K.V. 1967. **Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates**. Washington, Smithsonian Press, 570 p.

Krombein, K.V. 1970. Behavioral and life-history notes on three Floridian solitary wasps (Hymenoptera: Sphecidae). **Smith. Contrib. Zool.** 46: 1- 26.

LaSalle, J. & Gauld, I.D. 1993. *Hymenoptera and biodiversity*. Wallingford, UK, CAB International, 348 p.

Matthews, R.W. 2000. Nesting biology of the stem-nesting wasp *Psenulus interstitialis* Cameron (Hymenoptera: Cabronidae: Pemphredoninae) on Magnetic Island, Queensland. *Australian J. Entomol.* 39: 25-28.

Mattheus, R.W. & Mattheus, J.R. 1968. A note on *Trypargilum arizonense* in trap nests from Arizona with a review of prey preferences and cocoon structure in the genus (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche* 75: 285-293.

Medler, J.T. 1965. Biology of *Isodontia (Murrayella) mexicana* in trap-nests in Wisconsin (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 58: 137-142.

Melo, G.A.R. 2000. Comportamento social em vespas da família Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea). In: Martins, R.P.; Lewinsohn, T.M. & Barbeiros, M.S. (eds.). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE - UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil. pp. 85-130.

Menke, A.S. & Fernández, F. 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribus y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). *Rev. Biol. Trop.* 44: 1-68.

Morato, E.F. 2001. Efeitos da fragmentação florestal sobre abelhas e vespas solitárias na Amazônia Central. II. Estratificação vertical. *Rev. Bras. Zool.* 18: 737-747.

Morato, E.F. & Campos, L.A.O. 1994. Aspectos da biologia de *Pisoxylon xanthosoma* Menke, 1968 na Amazônia Central (Hymenoptera, Sphecidae, Larrinae, Trypoxylonini). *Rev. Bras. Entomol.* 38: 585-594.

Morato, E.F. & Campos, L.A.O. 2000. Efeitos da fragmentação florestal sobre abelhas e vespas solitárias em uma área da Amazônia Central. *Rev. Bras. Zool.* 17: 429-444.

Ohl, M. 1996. The phylogenetic relationships within the Neotropical Podiinae with special reference to *Podium* Fabricius (Hymenoptera: Apoidea: "Sphecidae"). *Dtsch. Ent. Z.* 43: 189 - 218.

Oku, S. & Nishida, T. 2001. Presence of single-sex broods under local mate competition in *Trypoxylon malaisei* (Hymenoptera, Sphecidae): Adaptation or Maladaptation? *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 94: 550-554.

Oliveira, J.B. & Prado, H. 1987. Levantamento pedológico semidetalhado do Estado de São Paulo: quadrícula de Ribeirão Preto. Campinas, Instituto agrônomo de Campinas. 133 p.

Pereira, M. 1997. Comportamento de nidificação e abundância sazonal de *Centris (Hemisiella) vittata* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae: Apinae: Centridini). Dissertação de Mestrado em Ciências - Área: Entomologia. FFCLRP - USP. 85 p.

Pereira, M. 2002. Biologia de nidificação de *Xylocopa frontalis* e *Xylocopa grisescens* (Hymenoptera, Apidae, Xylocopini) em ninhos-armadilha. Tese de Doutorado em Ciências - Área: Entomologia. Universidade de São Paulo. 125 p.

Pereira, M.; Garófalo, C.A.; Camillo, E. & Serrano, J.C. 1999. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) vittata* Lepeletier in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidology* 30: 327-338.

Peruquetti, R.C. & Del Lama, M.C. 2003. Notas sobre a socialidade e a biologia de nidificação de *Trypoxylon (Trypoxylon) asuncicola* Strand, 1910 (Hymenoptera, Sphecidae). *Rev. Bras. Entomol.* 47: 297-301.

Pimenta, H.P. & Martins, R.P. 1999. The natural history of the neotropical sand wasp *Rubrica nasuta* (Christ 1791) (Hymenoptera, Sphecidae) in Brazil. *Trop. Zool.* 12: 273-288.

Rau, O. 1937. A note on the nesting habits of the roach-hunting wasp, *Podium (Parapodium) carolina* Rohwer. *Entomol. News* 48: 91-94.

Schoenly, K. 1990. The predators of insects. *Ecol. Entomol.* 15: 333-345.

Soares, L.A.; Zanette, L.R.S.; Pimenta, H.R.; Gonçalves, A. & Martins, R.P. 2001. Nesting Biology of *Isodontia costipennis* (Spinola) (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Hym. Res.* 10: 245-250.

Starr, C.K. 2004. Nesting Biology of the Solitary Wasp *Pison argentatum* (Hymenoptera: Sphecidae) in Borneo and the Philippines. *J. Kansas Entomol. Soc.* 77: 565-572.

Tepedino, V.J. & Torchio, P.F. 1982. Temporal variability in the sex ratio of a non-social bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson: extrinsic determination on the tracking of a optimum? *Oikos* 38: 177-182.

Willians, F.X. 1928. Studies in tropical wasps - their hosts and associates (with descriptions of new species). *Bull. Exp. Sta. Hawaiian Sugar Planter's Assoc. (Ent.)* 19: 1-179.

Zar, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. 4^a ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, USA. 663 p.